УДК 595.132+632.651

Ю. М. Рюнтю, Г. И. Соловьева

МИКРОМОРФОЛОГИЯ КУТИКУЛЫ ФИТОНЕМАТОДЫ *APORCELAIMELLUS OBTUSICAUDATUS* (BASTIAN, 1865) ALTHERR, 1968 (NEMATODA, DORYLAIMIDAE)

Электронно-микроскопическое изучение покровов фитонематод имеет значение как для выяснения адаптации этих животных к разнообразным условиям среды, так и для понимания механизмов проницаемости покровов в адаптивно-защитной системе нематод. Значительный интерес представляют исследования покровов и для систематики (Парамонов, 1962; Chitwood a.o., 1950). В настоящее время изучены представители *Dorylaimina*. Описаны особенности строения покровов тела представителей родов *Longidorus* (Aboul-Eid, 1969; Taylor, Robertson, 1971, 1973; Taylor a.o., 1970; Thomas a.o., 1970), *Aporcelaimellus* (Coomans a.o., 1971; Loppens a.o., 1974) и *Xiphinema* (Lopez-Abella a.o., 1967; Roggen a.o., 1967; Taylor a.o., 1971, 1973; Wright, 1965). В ряде случаев результаты светооптических исследований (Coomans, 1964; Coomans, Heiden, 1971) не совпадают с электронномикроскопическими (Aboul-Eid, 1969; Lippens a.o., 1974; Roggen a.o., 1967). С целью уточнения особенностей микроморфологии кутикулярных структур мы продолжили изучение покровов Dorylaimidae (Рюнтю, 1979 в).

Материал и методика. Кусочки тканей срединной области тела половозрелых особей *A. obtusicaudatus* фиксировали в 2,5%-ном глутаральдегиде на 0,1 М какодилатном буфере. Промывали тем же буфером и дофиксировали 2%-ной четырехокисью осмия. Проводили через ацетон и окись пропилена. Заливали в аралдит с рядом модификаций (Рюнтю, Соловьева, 1978 а, б). Срезы изготовляли на ультрамикротоме LKB-III. Контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца. Исследования велись на электронных микроскопах Tesla-613, Jem-7.

Результаты исследования. Кутикула самок и самцов *A. obtusicaudatus* образована: 1) наружной тонкой мембраной, 2) кортексом, 3) срединным слоем, 4) базальным слоем с базальной пластинкой (рис. 1). Кортекс содержит наружную электронноплотную зону (наружный кортекс) и внутреннюю электроннопрозрачную зону (внутренний кортекс). Кортикальные канальцы на уровне наружного кортекса переходят в крупные воронкообразные поры (рис. 1, *2*). Их можно определить как кутикулярные поры. Взаимосвязь между кортексом и срединным слоем осуществляется посредством электронноплотной гранулярной зоны (первая промежуточная зона). Срединный слой содержит 2 фиброзные полосчатые зоны, разделенные электроннопрозрачной гранулярной зоной (рис. 1, *3*). Этот слой крепится к базальному слою при помощи электронноплотной гранулярной зоны (вторая промежуточная зона). В базальном слое можно выделить систему пластинок (от 7 до 12) с различной электронной плотностью (рис. 1, *4*). Пластинки образованы сетчатой системой канальцев, стенки которых плотно сращены между собой. В отличие от канальцев кортекса и срединного слоя они не ветвятся и расположены перпендикулярно к базальной пластинке и параллельно друг к другу. Просвет между ними крайне мал. Система упорядоченных

канальцев с их электроннопрозрачными просветами определяет пористость слоя. Правомерно, на наш взгляд, и представление базального слоя в виде системы упорядоченных прокладок, образованных канальцами — призмочками (рис. 1, *1*, *4*, рис. 2, *1*). Пластинки пронизаны крупными извитыми каналами, берущими начало в наружных кутикулярных слоях. Базальная пластинка плотно сращена с базальным слоем. Все слои кутикулы пронизаны развитой системой мелких и крупных каналов (рис. 1, *1*, *2* и рис. 2, *2*).

Особый интерес представляет организация пограничной зоны в области контакта кутикулы с гиподермальными валиками (рис. 1, *5*). Зона характеризуется выщеплением многочисленных канальцев из базального слоя. Их ветвления образуют самостоятельные обширные полости, заполненные электронноплотным гранулярным материалом. Эти полости чаще расположены между базальной мембраной из базальной кутикулярной пластинки и мембраной мышечных клеток (рис. 1, *6*). Выявление под кутикулой пограничной зоны из системы полостей с повышенным уровнем секреторной активности (рис. 1, *5*, *6*), связанным с накоплением гранулярного материала просвета канальцев наружных кутикулярных слоев (рис. 2, *3*), очевидно, может позволить выделить эту зону в самостоятельное переходное образование между кутикулой и гиподермой — кутикулярно-гиподермальную зону. Отмечается «транспортировка» гранулярного материала и в зоны канальцев, лежащих между волокнами мышечных клеток (рис. 1, *7*). Стенка их уплотнена электронноплотными ребристыми килевидными структурами (рис. 1, *7 а*). Увеличение просвета канала наблюдается в направлении псевдоцелома. Таким образом, очевидно, идет перенос мелкозернистого материала из кутикулярных слоев через гиподерму в жидкость псевдоцеломической полости (рис. 1, *3*, *5*, *6*). В участках менее плотного примыкания мышц к кутикуле кутикулярно-гиподермальная зона наиболее увеличена (рис. 1, *5*). В ряде случаев наблюдается плотное «срастание» мышц с основанием базальной пластинки. При этом величина кутикулярно-гиподермальной зоны наименьшая (рис. 1, *4*, *6*). Это видимое «срастание» обеспечивается большими величинами тургорного давления в псевдоцеломе.

Обсуждение. Микроморфология кутикулы северных форм *A. obtusicaudatus* во многом соответствует организации таковой рода *Longidorus* (Aboul-Eid, 1969; Roggen a.o., 1967; Taylor a.o., 1970). Кутикулярные структуры слоев *Longidorus elongatus* и *A. obtusicaudatus* (Taylor a.o., 1970) сходны. Выделенные слои можно определить и как гомологи слоев *Longidorus macrosoma* (Aboul-Eid, 1969) и *Xiphinema index* (Roggen a.o., 1967). У южных (Lippes a.o., 1974) и северных форм *Aporcelaimellus* (Соловьева, Рюнтю, 1976) количество слоев и их последовательность одинаковы, хотя они и отличаются по размерам. Вероятно, это может определяться экологическими особенностями обитания в южных и северных широтах. Исследуемый нами вид — типичный представитель сапробиоса, широко распространенный в Карелии (Соловьева и др., 1976). В целом кутикула *A. obtusicaudatus* состоит из 3 основных слоев, что подтверждает номенклатуру кутикулярных слоев, предложенную Бёдом (Bird, 1971; Рюнтю, Соловьева, 1979а).

Кортекс северных форм *A. obtusicaudatus* соответствует организации аналогичного образования у южных форм *Aporcelaimellus* (Coomans a.o., 1971; Lippens a.o., 1974). В основном особенности его строения соответствуют микроморфологии кортекса *Longidorus* (Taylor a.o., 1970). Кортекс изучаемого вида отделен от внешней среды трехслойной оболочкой мембранного типа. Для *Longidorus* (Aboul-Eid, 1969) и *Xiphinema* (Roggen a.o., 1967) она определена как инфракутикула. У южных

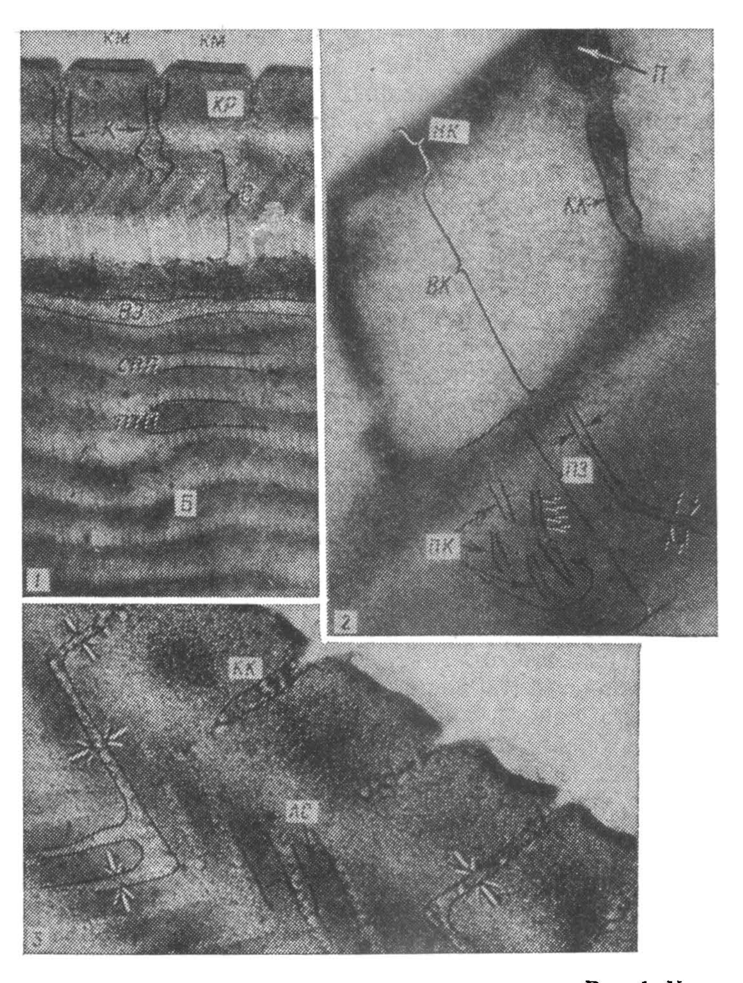
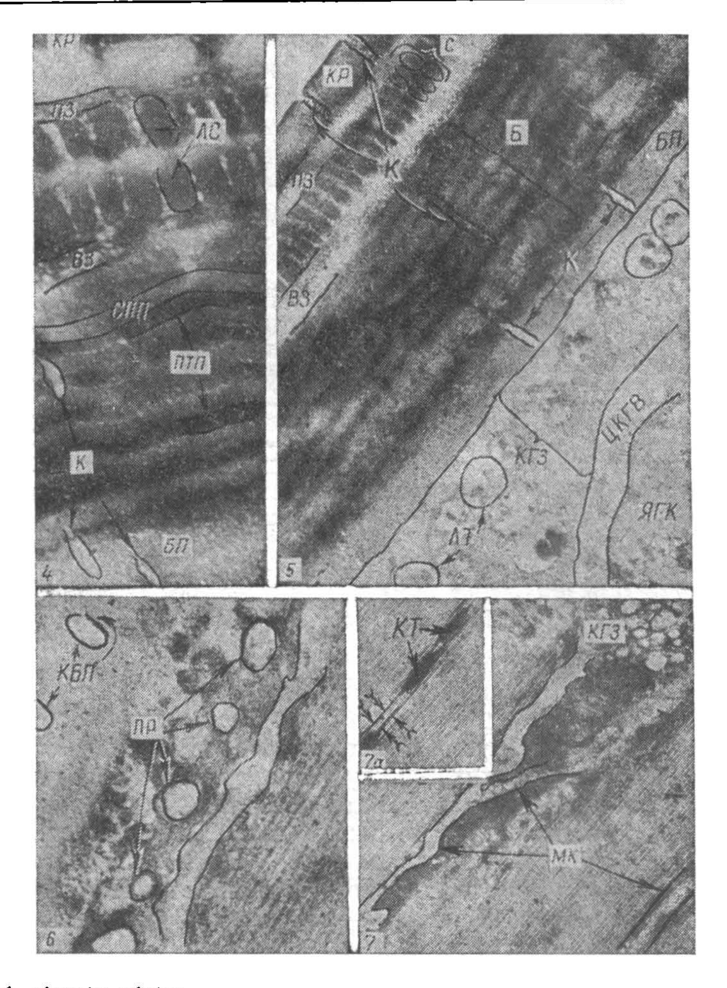


Рис. 1. Ультраструктура

1 — общая микроморфология (×48000); *2* — кортекс (×107000); *3—4* — канальцевая система в области с клеткой гиподермального валика (×24000); *6* — организация базальной кутикулярной пластинки мышцами в направлении — базальная кутикулярная пластинка — псевдоцелом (×21000); *7а* — жуточная зона; С — срединный слой; ЛС — ленты срединного слоя; ВЗ — вторая промежуточная базального слоя; К — кутикулярные каналы; БП — базальная пластинка; НК — наружный кортекс; ный каналец; ↓ — каналы первой промежуточной зоны; ⇓ — гранулярное содержимое каналов; базальной пластинки; М — мышцы; ЛТ — лизосомальные тельца; МК — мышечные каналы; килевидные тельца; ↓ — нитевидные уплотнения килевидных телец; ПК — продольные каналы

форм *Aporcelaimellus* инфракутикула не отмечается (Lippens a.o., 1974). У *Xiphinema* наличие инфракутикулы специально не оговаривается (Roggen a.o., 1967), хотя на микрофотографиях указанных авторов она явно имеется.

Срединный слой северных форм *A. obtusicaudatus* представлен «двухъярусным» набором электронноплотных образований, поименованных для некоторых зоопаразитических нематод как фиброзные ленты (Crofton, 1966). Они закрепляются в веществе срединного слоя определенным образом. Каждая лента крепится обоими концами на уровне отдельного яруса. Свободная часть лент провисает, что обусловливает сетчатое строение срединного кутикулярного слоя (Соловьева, Рюнтю, 1976). Провисанию и изгибанию лент способствует цилиндрическая форма тела червя. Плотное срастание основания лент обеспечивает тонофибриллярные структуры промежуточных зон. Их характеристики близки к организации нитевидных тонофибрилл, описанных для *Rhigonema*



кутикулы *A. obtusicaudatus*:

контакта кортекса со срединным слоем (*3* — ×58000, *4* — ×40000); *5* — область контакта кутикулы в области межхордального гиподермального тяжа (×47000); 7 — канальцы, лежащие между килевидные тельца, уплотняющие стенки канальцев (×21000); КР — кортекс, ПЗ — первая промезона, Б — базальный слой; СПП — сетчатая прокладка базального слоя; ПТП — плотная прокладка ВК — внутренний кортекс; КМ — кортикальная мембрана; II — кортикальная пора; КК — кортикаль-КГЗ — кутикулярно-гиподермальная зона; ПР — округлые пузырьки из КГЗ; КБП — канальцы ЦКГВ — цитоплазма клетки гиподермального валика; ЯГК — ядро гиподермальной клетки; КТ — первой промежуточной зоны.

infecta (Hamada, 1970). Микроструктуры, близкие по организации к лентам *A. obtusicaudatus*, выявлены у многих нематод (Lee, 1966; 1972). Часто их идентифицируют и как полосчатые образования, соответственно выделяя в особый полосчатый слой. Характеристики этого слоя укладываются в определение срединного слоя (Bird, 1971).

У *Turbatrix aceti* полосчатый слой содержит ряды электронноплотных образований. Изменения угла резки выявляет особенности в их организации. Сетчатость слоя обусловлена переплетением полос. Их образует чередование электронноплотных и прозрачных участков (Roggen a.o., 1967), что соответствует решетчатым структурам покровов зоогельминтов (Crofton, 1966; Lee, 1972). Подобные образования выявлены в полосчатом слое и у *Panagrellus silusiae* (Samoiloff a.o., 1968, 1969). Предположение, что полосчатый слой образован каналами, не оправдалось, поскольку при большом увеличении (×50 000) содержимое слоя сливается в сплошное плотное образование (Himmelhoch a.o., 1973). В из-

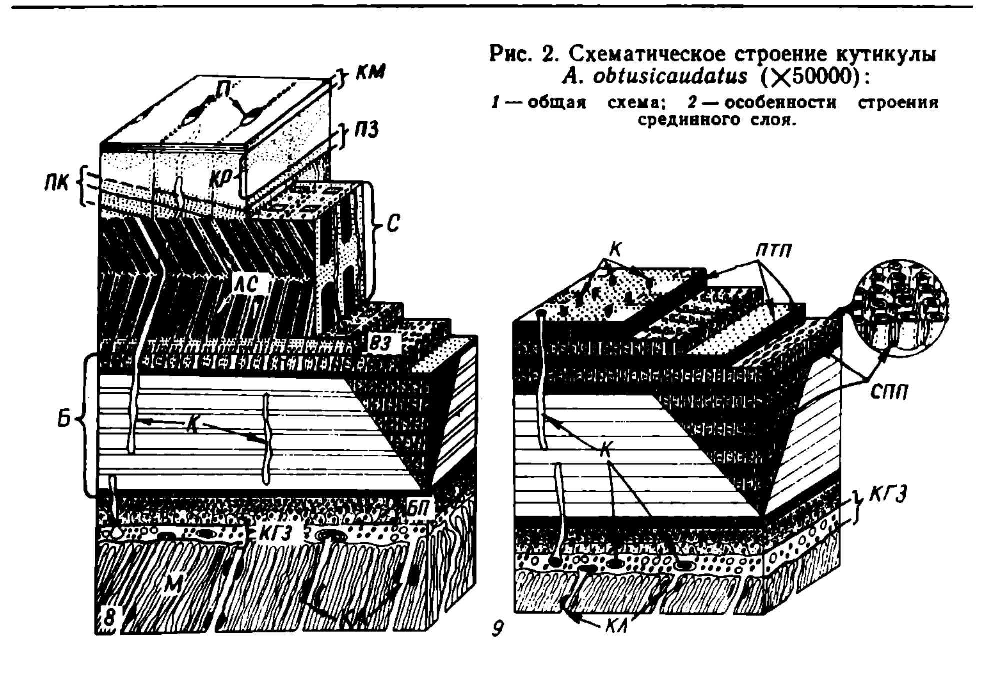


Рис. 2. Схематическое строение кутикулы *A. obtusicaudatus* (×50000):
1 — общая схема; 2 — особенности строения срединного слоя.

вестной степени это объясняется различиями в механизмах крепления лент у *Aporcelaimellus* (рис. 1, *2*, *3*) и *Xiphinema* (Lopez-Abella a.o., 1967; Taylor a.o., 1970; Taylor, Robertson, 1973; Wright, 1965).

Базальный слой лежит между гиподермой и срединным слоем (Bird, 1971). Этот слой имеет сходную организацию, как у северных форм *A. obtusicaudatus,* так и у южных форм *Aporcelaimellus* (Lippens a.o., 1974) и *Longidorus* (Taylor a.o., 1970). Исчерченность слоя обусловлена наличием упорядоченных рядов из призматических структур, лежащих в направлении кутикула — гиподерма. Основные отличия в структуре объясняются особенностями применяемых фиксаторов в процессе гистохимической обработки. Способ фиксации определяет не только качественный состав микроструктур слоев, но и их количество. Наиболее убедительно это подтверждается при анализе микроморфологии *Longidorus* (Aboul-Eid, 1969; Taylor, Robertson, 1971; Taylor a.o., 1970; Thomas a.o., 1970). Недостатки фиксации приводят к выделению дополнительного слоя у *Xiphinema* (Roggen a.o., 1967), что связано с образованием кутикулярных полостей (Aboul-Eid, 1969; Lippens a.o., 1974; Taylor a.o., 1970).

Базальная пластинка с мембраной, входящая по номенклатуре Бёда (Bird, 1971) в состав базального слоя, плотно прижата к мышечным тяжам. Соматическая мускулатура с косой исчерченностью циломиарного типа. Особенности ее структур соответствуют описаниям для *Xiphinema* (Lopez-Abella a.o., 1966) и *Longidorus* (Hirumi a.o., 1971).

Гиподерма *A. obtusicaudatus* построена по «частично-клеточному» типу (Bird, 1971). Особенности ее кутикулярно-гиподермальной зоны описаны частично у южных форм *Aporcelaimellus* (Lippens a.o., 1974). Псевдоцелом *Aporcelaimellus* содержит гранулярный материал, включая фибриллярные волоконца, входящие в состав свободно-фибриллярной соединительной ткани. Выделение участков секреции в кутикулярно-гиподермальных зонах, с учетом секреторной активации в области гиподермальных валиков, может способствовать расширению представлений о роли гиподермы в процессах проницаемости воды (Roggen a.o., 1967) и транспортировки продуктов метаболизма (Müller, 1929). Веро-

ятно, процессы экскреции (Weinstein, 1960; Wright, 1963) сочетаются с накоплением гликогена и жиров (Anya, 1964; Hinz, 1963; Lee, 1965; Wrigh, 1963), что определяется активностью кутикулярно-гиподермальной зоны. Зона способствует и проницаемости веществ в направлении псевдоцелом — кутикула — псевдоцелом (Рюнтю, 1978в, 1979б).

Наличие сети канальцев и пор, пронизывающих все слои кутикулы (рис. 2) указывают на возможность транспорта различных жизненно необходимых веществ через покровы *A. obtusicaudatus*.

SUMMARY

The fine cuticle structure is studied in the phytonematode *A. obtusicaudatus* (Dorylaimidae). The micromorphology of three cuticular layers is revealed. Peculiarities of the cuticular-hypodermal zone and its interrelations with muscles are described. All cuticular layers are penetrated with the system of canals and pores.

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии.— М.: Изд-во АН СССР, 1962, т. 1,— 446 с.
Рюнтю Ю. М., Соловьева Г. И. Новый способ гистохимической обработки мелких биологических объектов.— Биол. науки, 1978а, № 5, с. 134—137.
Рюнтю Ю. М., Соловьева Г. И. Аппарат для гистохимической обработки мелких биологических объектов.— Цитология, 1978б, 20, № 6, с. 726—727.
Рюнтю Ю. М. Кутикулярно-гиподермальная зона как активный посредник в системе кутикула — псевдоцелом у фитонематод.— В кн.: Комплексные исследования биоресурсов Карелии.— Петрозаводск, 1978в, с. 36—40.
Соловьева Г. И., Васильева А. П., Груздева Л. И. Свободноживущие и фитопаразитические нематоды Северо-Запада СССР.— Л.: Наука, 1976.— 106 с.
Соловьева Г. И., Рюнтю Ю. М. К вопросу электронномикроскопического строения покровов некоторых свободноживущих нематод.— В кн.: Паразитические исследования в Карельской АССР и Мурманской области. — Петрозаводск, 1976, с. 156—167.
Рюнтю Ю. М., Соловьева Г. И. Особенности строения кутикулы фитонематоды Aporocelaimellus obtusicaudatus при механическом повреждении.— Паразитология, 1979а, 13, № 4, с. 156—160.
Рюнтю Ю. М. Электронномикроскопическое изучение гиподермы у фитонематоды Aporcelaimellus obtusicaudatus (Dorylaimidae).— Цитология и генетика, 1979б, 13, № 3, с. 168—174.
Рюнтю Ю. М. К вопросу о роли кутикулы в синусоидальном типе движения у фитонематод.— В кн.: Адаптация животных и растительных организмов к условиям внешней среды.— Петрозаводск, 1979в, с. 21—24.
Aboul-Eid H. Z. Electron microscope studies of the body wall and feeding apparatus of Longidorus macrosoma.— Nematologica, 1969, 15, p. 451—463.
Anya A. O. The distribution of lipids and glycogen in some female oxyuroids.— J. Parasitology, 1964, 54, p. 555—566.
Bird A. F. The structure of nematodes.— L.; N.Y., 1971, p. 318.
Chitwood B. G., Chitwood M. B. An introduction to nematode. Sec. 1, Anatomy (2-nd revised edition), Baltimore, 1950, p. 213.
Coomans A. Stoma structure in members of the Dorylaimina.— Nematologica, 1964, 9, p. 587—601.
Coomans A., Heiden Van Der A. Structure and formation of the feeding apparatus in Aporcelaimus and Aporcelaimellus (Nematoda: Dorylaimidae). — Z. Morph. Teire, 1971, 70, p. 103—118.
Crofton H. D. Nematodes. Hutchinson Univ. Library.— London, 1966, p. 160.
Hamada G. S. The fine structure of the hypodermal hemidesmosome — tonofibrillar apparatus in Rhigonema infecta (Nematoda).— J. Parasitol., 1970, 56, N 5, p. 1000—1003.
Hinz E. Electronenmikroskopische untersuchungen an Parascaris equorim (Integument, Isolationsegewebe, Muskulatur und Nerven).— Protoplasma, 1963, 56, S. 202—241.
Himmelhoch S., Kisiel M., Lavimoniere J., Zuckerman B. M. Fine structure of yound, adult Turbatrix aceti.— Nematologica, 1973, 19, p. 449—454.
Hirumi H., Raski D. J., Jones N. O. Primetive muscle cells of nematodes: morphological aspects of platymyarian and shallow coelomyarian muscles in two plant parasitic nematodes, Trichodorus christiei and Longidorus elongatus.— Jnl. Ultrastr. Res., 1971, 24, p. 517—543.

Jamuar M. P. Electron microscope studies on the body wall of the nematode Nippostrongylus brasiliensis.— J. Parasitol., 1966, 52, N 2, p. 209—232.
Lee D. L. Physiology of the nematodes, Eds. W. H. Freeman a. Co., San Rrancisco, 1965, p. 1—154.
Lee D. L. The structure and composition of the helminths cuticle.— In: Advances in Parasitology.— L.; N.Y., 1966, 4, p. 187—254.
Lee D. L. The structure of the helminth cuticle.— In: Advances in Parasitology.— L.; N.Y., 1972, 10, p. 347—379.
Lippens P. L., Coomans A., De Grisse A. T., Lagasse A. Ultrastructure of the anterior body region in Aporcelaimellus obtusicaudatus and Aporcelaimellus obscurus.— Nematologica, 1974, 20, p. 242—256.
Lopez-Abella D., Jimenez-Millan F., Garcia-Hidalgo F. Estructure submicroscopica del esofago muscular de Xiphinema (Nematoda).— Boln. R. Soc. esp. Hist. nat., 1966, 64, p. 177—185.
Lopez-Abella D., Jimenez-Millan F., Garcia-Hidalgo F. Electron microscope studies of some cephalic structures of Xiphinema americanum.— Nematologica, 1967, 13, p. 283—286.
Müller G. W. Die ernahrung Trichuroiden.— Zeitsch. Morph., 1929, 15, S. 192—212.
Roggen D. R., Raski D. J., Jones N. O. Further electron microscopic observations of Xiphinema index.— Nematologica, 1967, 13, p. 1—16.
Samoiloff M. R., Pasternak J. Nematode morphologenesis: fine structure of the cuticle of each stage of the nematode, Panagrellus silusiae (de Man, 1913) Goodey 1945.— Canad. J. Zool., 1968, 46, p. 1019—1022.
Samoiloff M. R., Pasternak J. Nematode morphogenesis: fine structure of the molting cycles in Panagrellus silusiae (de Man, 1913) Goodey, 1945. — Canad. J. Zool., 1969, 47, p. 639—643.
Taylor C. E., Robertson W. M. Ultrastructure of the guide ring and guiding sheath in Xiphinema and Longidorus.— Nematologica, 1971, 17, p. 303—307.
Taylor C. E., Robertson W. M. The structure and musculature of the feeding apparatus in Longidorus and Xiphinema.— Nematodologica, 1973, 19, p. 40—48.
Taylor C. E., Thomas P. R., Robertson W. M., Roberts I. M. An electron microscope study of the oesophageal region of Longidorus elongatus.— Nematologica, 1970, 16, p. 6—12.
Thomas P. R., Taylor C. E. Fine structure of the oesophageal region of a juvenile Longidorus elongatus.— Proc. 9-th Int. Nematol. Symp., Warsaw, 1970, p. 69—72.
Weinstein P. P. Excretory mechanisms and excretory products of nematodes: an appraisal.— In: Host influence on parasite physiology.— Stauber L. A. (Eds.) Rutgers Univ. Pr. 1960, p. 65—92.
Wright K. A. Cytology of the bacillary bands of the nematode Capillaria hepatica (Bancroft, 1893).— J. Morphol., 1963, 112, N 3, p. 233—259.
Wright K. A. The histology of the oesophageal region of Xiphinema index Th. a. All., 1950, as seen with the electron microscope.— Can. J. Zool., 1965, 43, p. 689—700.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР

Поступила в редакцию
31.V 1979 г.

УДК (591.483+591.471.37)599

Н. Н. Ильенко, Л. В. Сопин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАЗМЕРОВ ИНКАПСУЛИРОВАННЫХ РЕЦЕПТОРОВ СУСТАВОВ ГРУДНОЙ КОНЕЧНОСТИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Изменчивость нервной системы изучена значительно слабее других систем и органов животных. Имеются лишь данные об изменчивости количества глиальных и нервных клеток некоторых животных (Sauer a.o., 1946; Reinis, 1964). Известно, что вариабельность количества нервных клеток в коре головного мозга находится в пределах 10%, а коэффициент вариации длины спинного мозга составляет от 3 до 5% (Latimer a.o., 1955). Но изменчивость размеров различных элементов нервной